APPORTS DES ISOTOPES STABLES ($^{13}C/^{12}C$, $^{15}N/^{14}N$, $^{18}O/^{16}O$, $^{36}S/^{34}S$ $^{87}Sr/^{86}Sr$) AUX ÉTUDES ÉCOLOGIQUES SUR LES POISSONS

par

Élise DUFOUR (1) & Daniel GERDEAUX (2)

RÉSUMÉ. - Au cours des 20 dernières années, les isotopes stables sont devenus des outils d'investigation courants en écologie. Les applications à l'écologie des poissons sont nombreuses et variées, puisqu'elles concernent la détermination de la place trophique aux échelles communautaires, intra-populationnelles ou inter-populationnelles, la recherche des mécanismes de bioaccumulation des polluants, la détermination de l'origine et la discrimination entre les différents stocks d'une même espèce ou encore le suivi des migrations. Ces applications reposent, d'une part, sur l'existence de distinctions isotopiques environnementales naturelles ou anthropiques systématiques et bien connues et, d'autre part, sur la relation entre le signal isotopique du poisson et celui de son alimentation ou de son environnement aquatique, selon le compartiment tissulaire et l'élément analysés. Les supports analytiques les plus employés sont le poisson entier et le muscle qui fournissent un enregistrement intégratif des interactions trophiques à long terme. L'analyse séquentielle des otolithes, dont le développement est plus récent, offre la possibilité de suivre à haute résolution l'évolution de l'environnement physico-chimique et aussi trophique du poisson tout au long de son existence. Les réponses qu'apportent les isotopes stables aux études écologiques sur les poissons et à leur gestion se révèlent complémentaires des réponses données par les moyens d'investigation classiques. Malgré cet apport déterminant, illustré ici par un choix d'articles récents, l'approche isotopique reste encore sous-exploitée par les ichtyo-écologistes européens.

ABSTRACT. - Contribution of stable isotopes to fish ecological studies.

Over the last 20 years stable isotopes have become a useful tool for ecological studies. Stable isotopes are widely used for studying ecological features of fishes, including trophic position within and between communities and populations, mechanisms of pollutant bioaccumulation, identification of origins, stocks and migrations. These applications are based on (1) the existence of systematic, well-understood natural and-or anthropogenic isotopic variations in the environment, and (2) the relationship between the isotopic signal of fish and that of its diet and aquatic environment. Most studies have been performed on whole fish or muscle, which integrate long term average dietary signal. Intra-individual analysis of otoliths is a recently developed method that provides a continuous detailed record of trophic and chemical environmental variations during the life span of a fish. Examples are provided of the contribution of isotopic analysis to fish ecology that complement traditional methods. Despite its great potential, the isotopic approach remains too poorly used by European ichtyoecologists.

Key words. - Ecology - Stable isotopes - Trophic web - Migration - Pollutant bioaccumulation.

Les outils analytiques modernes de la spectrométrie de masse isotopique, développés à partir du modèle de Nier (1947), ont rendu possible la mesure précise des faibles variations des abondances en isotopes stables de certains éléments, comme le carbone, l'oxygène,

(1) Department of Earth Sciences, Heroy Geology Laboratory, Syracuse University, Syracuse, NY 13244, USA.

(2) Laboratoire d'Hydrobiologie Lacustre, INRA, BP 511, 75 avenue de Corzent, 74703 Thonon-les-Bains, FRANCE.

l'azote, le soufre ou le strontium, dans les matériaux naturels. Les applications des teneurs en isotopes stables couvrent un vaste champ d'investigation (chimie, géologie, océanologie, archéologie, physiologie, répression des fraudes, etc.) et ont connu un développement considérable en écologie au cours des 20 dernières années (voir les ouvrages consacrés à ce domaine□ Rundel *et al.*, 1989□Lajtha et Michener, 1994□Griffiths, 1998).

Appliqués à l'écologie des poissons (essentiellement les téléostéens), les isotopes stables sont devenus d'importants outils d'étude des positions trophiques, des migrations, des mécanismes de bioaccumulation des polluants ou de distinction des stocks. Les dosages des teneurs en isotopes stables effectués sur le poisson entier ou certains de ses tissus permettent de confirmer les résultats acquis par les moyens classiques d'investigation ou d'appréhender des aspects écologiques inaccessibles jusque là. L'approche demeure cependant insuffisamment exploitée en Europe. Cet article, dont le contenu a fait l'objet d'une communication lors des Premières Rencontres de l'Ichtyologie en France qui se sont tenues à Paris en mars 2000, propose de faire le point pour des ichtyologues qui souhaitent aborder l'approche isotopique. Pour illustrer l'apport des isotopes stables aux études écologiques sur les poissons, nous avons choisi des exemples qui offrent une vue globale des fortes potentialités de ces méthodologies. Il ne s'agit donc pas d'une revue exhaustive de l'abondante littérature disponible dans le domaine. En préalable, les bases géochimiques et biologiques sous-tendant l'utilisation des teneurs isotopiques comme marqueurs de l'écologie des poissons seront exposées.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Éléments dosés, tissus analysés et mesures isotopiques

Le poisson entier ou certains de ses "tissus" servent de supports aux études isotopiques (Tableau□). Chez les poissons, les études portant sur des fractions moléculaires biochimiquement caractérisées sont encore rares. Le poisson entier et le muscle sont les plus employés, alors que les études utilisant les tissus durs sont en nombre croissant grâce, notamment, au développement de moyens technologiques permettant leur micro-échantillonnage. Les travaux qui ont été choisis dans cet article pour illustrer l'apport des isotopes stables aux études écologiques sur les poissons ont utilisé ces compartiments tissulaires, mais l'analyse de l'écaille, du foie, du collagène osseux ou encore des lipides musculaires constitue également une source d'information très pertinente.

Les principaux éléments dosés sont□ l'hydrogène, le carbone, qui est le plus fréquemment utilisé, l'azote, l'oxygène, le soufre et le strontium (Tableau□). L'utilisation d'autres éléments, comme l'hydrogène, qui est encore très limitée chez les poissons ne sera pas évoquée ici. La composition isotopique des éléments n'est pas absolument stable dans la nature. Cependant, les variations des abondances isotopiques naturelles sont faibles, elles ne dépassent que rarement quelques millièmes (par exemple pour le carbone, l'abondance de l'isotope ^{13}C varie entre 1,01% et 1,15% du carbone total). Les compositions isotopiques sont donc exprimées par la notation relative "delta" qui compare la teneur en isotopes de l'échantillon à celle contenue dans une référence internationale (variations en ‰), sauf pour la composition isotopique du strontium qui est plus communément exprimée de façon absolue (Tableau□).

Avant que les analyses des abondances isotopiques naturelles dans les échantillons biologiques ne soient effectuées par spectrométrie de masse isotopique, différents préalables sont nécessaires. Il faut tout d'abord s'assurer que les traitements visant à préserver les échantillons entre le moment de leur prélèvement et celui de leur analyse n'influence pas la compo-

sition isotopique (Bosley et Wainright, 1999). Les échantillons sont nettoyés pour les débarrasser de contaminants éventuels. Il est souvent nécessaire de les purifier. Ainsi, les tissus mous sont délipidifiés (les lipides ayant des conséquences sur le $\delta^{13}C$, comme expliqué par la suite) par l'utilisation de solvants polaires, les écailles, ainsi que les organismes à carapace ou à coquille de la chaîne alimentaire analysés en même temps que les poissons, sont acidifiées pour éliminer les carbonates alors que les carbonates osseux et otolithaires sont pyrolysés sous vide ou traités chimiquement pour supprimer la matrice organique. Les échantillons sont séchés ou encore lyophilisés dans le cas des tissus mous. Lorsqu'il s'agit d'un compartiment qui sera analysé de façon globale, il doit encore être parfaitement homogénéisé.

Les rapports isotopiques des éléments légers sont mesurés sur des spectromètres de masse à source gazeuse. Tous les échantillons biologiques doivent donc être traités de façon à ce que l'ensemble de l'élément dosé soit porté sous forme gazeuse : CO_2 pour le carbone et l'oxygène, N_2 pour l'azote et SO_2 pour le souffre. En ce qui concerne l'analyse des teneurs en

Tableau 1. – Résumé des principes et des bases environnementales de l'application des compositions isotopiques en carbone, azote, oxygène, soufre et strontium aux études écologiques sur les poissons. Les variations des abondances en isotopes stables sont généralement exprimées par la notation conventionnelle "delta". Le rapport (R) isotope le moins abondant (ou isotope lourd pour les éléments considérés) / isotope le plus abondant (ou isotope léger pour les éléments considérés) pour un élément (X) dans l'échantillon est comparée à la mesure du même rapport pour une référence internationale dont la valeur est fixée à 0 : δX (‰) = $[(R_{échantillon} / R_{référence} - 1)] \times 1000$. *[Summary of the environmental variations in the isotopic composition of carbon, nitrogen, oxygen, sulfur and strontium. The isotopic compositions are usually expressed in conventional "delta" notation relative to the international standards, that have been assigned a value of 0. For each element (X), the less abundant isotope / most abundant isotopic ratio of sample (R_{sample}) is compared to the ratio of standard ($R_{standard}$): δX (‰) = $[(R_{sample} / R_{standard} - 1)] \times 1000$.]*

	Carbone $\delta^{13}C$	**Azote** $\delta^{15}N$	**Oxygène** $\delta^{18}O$	**Soufre** $\delta^{34}S$	**Strontium** $^{87}Sr/^{86}Sr$ ou $\delta^{87}Sr$
R lourd/ léger	$^{13}C/^{12}C$	$^{15}N/^{14}N$	$^{18}O/^{16}O$	$^{34}S/^{32}S$	$^{87}Sr/^{86}Sr$
Référence internationale	PDB (PeeDee Belemnite)	N_2 atmosphérique	PDB, SMOW (Standard Mean Ocean Water)	Diabolo Cañyon Troilite	Océan actuel
"Tissus" analysés	Poisson entier, muscle, lipides, foie, collagène osseux et scalaire, carbonate otolithaire	Poisson entier, muscle, foie, collagène osseux et scalaire	Poisson entier, muscle, carbonate otolithaire	Poisson entier, muscle	Carbonate osseux et otolithaire
Utilisation comme marqueur	Source alimentaire de carbone	Source alimentaire d'azote, niveau trophique	Source aquatique d'oxygène	Source alimentaire de soufre	Source aquatique de strontium
Processus accompagnés de fractionnements	Photosynthèse, assimilation dans les tissus animaux	Nitrification/ dénitrification, assimilation dans les tissus animaux	Précipitation des carbonates	Réduction des sulfates	Précipitation des carbonates
Principales distinctions écologiques (principales références)	C3/C4, marin/eau douce /terrestre, benthique/pélagique, pollué/non pollué (Fry et Sherr, 1984; Peterson et Fry, 1987; Spies *et al.*, 1989; France, 1995)	Marin/terrestre, fixateurs d'N_2/de nitrates, pollué/non pollué (Schoeninger et DeNiro, 1984; Peterson et Fry, 1987; Spies *et al.*, 1989)	Marin/eau douce, température, salinité, bathymétrie (Epstein *et al.*, 1953; Craig, 1961; Patterson *et al.*, 1993)	Marin/terrestre, benthique/pélagique (Kaplan *et al.*, 1963; Peterson et Fry, 1987)	Marin/eau douce, variation du substrat géologique (Koch *et al.*, 1992)

isotopes stables du carbone, de l'azote et du soufre de la matière organique, la majorité des équipes réalisaient encore récemment la préparation des gaz par des méthodes de combustion en tubes scellés. Après combustion à haute température sous atmosphère oxydante, les gaz produits dans l'ampoule sont extraits, séparés et purifiés sur une ligne de verre, puis récupérés pour analyse isotopique. Depuis une dizaine d'années, des systèmes résultant du couplage d'un robot préparateur au spectromètre de masse isotopique se sont développés. Un analyseur élémentaire réalise automatiquement la combustion des échantillons biologiques et les produits gazeux de cette combustion sont séparés par chromatographie en phase gazeuse. D'autres types de couplages sont disponibles, notamment pour l'extraction du CO_2 à partir des échantillons de carbonates. Ces systèmes présentent l'avantage de permettre l'analyse rapide d'un nombre élevé d'échantillons ; leur généralisation bénéficie au développement de l'emploi de l'outil isotopique aux études écologiques qui nécessitent souvent un large échantillonnage.

La précision analytique est comprise entre 0,05‰ et 0,3‰ ; sa valeur dépend de l'élément dosé et des spécificités instrumentales. Elle est contrôlée par l'analyse répétée d'échantillons témoins à compositions isotopiques calibrées par rapport aux références internationales. A la variabilité instrumentale proprement dite, s'ajoute la variabilité liée à la préparation des échantillons. Par exemple, l'absence de purification ou une homogénéisation imparfaite risque d'augmenter artificiellement la variabilité. Il existe enfin, une variabilité caractéristique du matériel biologique lui-même et dont il faut tenir compte avant d'effectuer l'interprétation des résultats en terme de différences inter-individuelles. Par l'analyse d'un lot homogène d'individus ayant reçu la même alimentation et ayant vécu dans les mêmes conditions environnementales la variabilité écologique a pu être estimée inférieure ou égale à 1‰ (Dufour, 1999).

Variations isotopiques dans l'environnement

Le signal isotopique de tout composé dépend à la fois de la composition isotopique de la source (ou des sources) de l'élément analysé et des fractionnements isotopiques accompagnant les processus physico-chimiques impliqués dans la synthèse du composé. Les phénomènes principaux susceptibles d'introduire des effets isotopiques sont les réactions d'échange isotopique, par exemple lors de la cristallisation de l'aragonite des otolithes à partir du liquide endolymphatique, et les processus cinétiques sous la dépendance de différences dans la vitesse de réaction des molécules isotopiques, par exemple lors de la synthèse des acides aminés. La combinaison de l'effet de source et de fractionnement conduit aux distinctions environnementales systématiques enregistrées par les poissons et les autres organismes qui servent de base aux études écologiques (Tableau I). Aux distinctions naturelles s'ajoutent celles consécutives aux pollutions créées par les activités anthropiques (Tableau I). L'emploi des isotopes stables permet des approches écologiques à des échelles variées liées aux gammes de variation des sources isotopiques dans l'environnement. En milieu d'eau douce, par exemple, l'hydrodynamisme des masses d'eau conditionne la répartition des isotopes du carbone lors de leur incorporation par les autotrophes et donc le $\delta^{13}C$ de ces derniers (France, 1995). Il est donc difficile de donner une valeur unique caractérisant les ressources benthiques ou les ressources pélagiques de l'ensemble des milieux dulçaquicoles. Cet exemple démontre l'importance de travailler à l'échelle locale en mesurant les paramètres de l'écosystème avant chaque étude écologique sur les poissons.

Bases physiologiques de l'utilisation des teneurs isotopiques des poissons

Les différents compartiments tissulaires du poisson n'enregistrent pas le même type de signal. Le choix du support analytique revêt donc une très grande importance : il doit être fait

en fonction du type d'étude écologique afin de pouvoir apporter une réponse claire aux questions posées.

L'origine des éléments incorporés ainsi que la composition biochimique tissulaire explique dans un premier temps les différences de teneurs isotopiques mesurées entre les compartiments tissulaires du poisson. Le carbone, l'azote et le soufre assimilés par l'organisme étudié globalement ou par le tissu musculaire proviennent de l'alimentation. Les δ^{13}C, δ^{15}N et δ^{34}S reflètent donc la composition isotopique alimentaire (DeNiro et Epstein, 1978, 1981 ; Minagawa et Wada, 1984 ; Hesslein *et al.*, 1993) et sont utilisés pour retrouver les sources de carbone, d'azote et de soufre consommées (Tableau I). Lors de l'incorporation de ces éléments dans les tissus, il se produit un enrichissement (= enrichissement trophique) en isotopes lourds par rapport à la nourriture, qui est compensé par l'excrétion préférentielle des isotopes légers (Minagawa et Wada, 1984). L'enrichissement est faible pour le carbone [~1‰ pour les animaux en général (DeNiro et Eptsein, 1978) et 2,0‰ pour le tissu musculaire ichtyen en conditions expérimentales (Hesslein *et al.*, 1993)] et le soufre [1,5‰ pour le tissu musculaire ichtyen en conditions expérimentales (Hesslein *et al.*, 1993)]. L'enrichissement est plus important pour l'azote [3,2‰ pour *Lebistes* sp. (Minagawa et Wada, 1984) et 3,8‰ pour le muscle de *Coregonus nasus* (Hesslein *et al.*, 1993) en captivité]. Comme l'enrichissement se produit à chaque saut vers un niveau trophique supérieur dans la chaîne trophique, le δ^{15}N permet préférentiellement d'accéder au niveau trophique du poisson (Vander Zanden *et al.*, 1997 ; Tableau I).

Le fait que la valeur de l'enrichissement trophique soit spécifique à chaque compartiment tissulaire pour un élément donné est lié à l'assimilation de différentes fractions alimentaires (protides, lipides, glucides) et à l'implication de différentes voies de biosynthèse selon la composition biochimique des tissus. Ainsi, les lipides sont appauvris en ^{13}C par rapport aux protéines (Parker, 1964 ; DeNiro et Epstein, 1977). La quantité de lipides contenus dans un échantillon musculaire va donc avoir une influence directe sur le δ^{13}C mesuré. Les teneurs en lipides dans les poissons peuvent présenter d'importantes fluctuations selon la taxonomie, la saison, l'âge ou le sexe. Afin d'éviter que l'hétérogénéité biochimique musculaire n'entraîne une variation inter-individuelle du δ^{13}C et ne perturbe les conclusions écologiques, l'élimination des lipides est préconisée. Le cas des lipides illustre la nécessité d'apporter un soin rigoureux à la préparation des échantillons avant leur analyse. Le lecteur doit toujours s'informer du mode préparatoire avant de s'intéresser aux conclusions tirées des études isotopiques.

Les δ^{18}O et δ^{87}Sr des carbonates de l'otolithe et de l'os ne reflètent pas la composition isotopique de l'alimentation mais celle de l'eau environnante et enregistrent les paramètres physico-chimiques du milieu aquatique (Koch *et al.*, 1992 ; Patterson *et al.*, 1993 ; Thorrold *et al.*, 1997 ; Tableau I). Un fractionnement thermodépendant se produit lors de l'incorporation des isotopes de l'oxygène dans l'otolithe (Patterson *et al.*, 1993 ; Thorrold *et al.*, 1997), alors qu'il ne s'en produit pas lors de l'incorporation du strontium. Le δ^{18}O est donc également un indicateur de la température environnementale, puisque les poissons sont généralement poïkilothermes (Tableau I).

En plus de l'origine des éléments incorporés, la durée d'intégration du signal environnemental exerce une grande influence sur la composition isotopique des compartiments tissulaires d'un organisme. Cette durée dépend de l'activité métabolique de chaque tissu. Le temps d'enregistrement d'un nouveau signal est important pour le muscle qui intègre le message alimentaire à long terme (Hesslein *et al.*, 1993). Selon Hesslein *et al.* (1993), un changement complet de la composition isotopique des tissus des poissons en réaction à un changement alimentaire pourrait prendre des années dans les populations à croissance lente. Le change-

ment de signature isotopique du muscle (Hesslein *et al.*, 1993) et du poisson entier (Vander Zanden *et al.*, 1998) intervient par l'accroissement et non par le renouvellement. Chez les ostéichtyens, le remaniement est limité pour le tissu osseux (de Ricqlès *et al.*, 1991) ou absent pour l'otolithe (Campana et Neilson, 1985). Ces structures intègrent ainsi le signal environnemental tout au long de la croissance. La stratégie d'échantillonnage doit donc se faire non seulement en fonction du type de signal (alimentaire ou aquatique) enregistré, mais doit aussi tenir compte du temps nécessaire à l'enregistrement du phénomène étudié dans le tissu choisi.

APPLICATIONS DES TENEURS ISOTOPIQUES À L'ÉCOLOGIE DES POISSONS

Place trophique et mécanismes de bioaccumulation de polluants

Parmi les problématiques écologiques abordées par l'outil isotopique chez les poissons, la place trophique est la plus abondamment étudiée. Les études sont réalisées à différentes échelles, de la communauté à l'individu.

L'analyse des teneurs en isotopes stables du carbone, de l'azote et parfois du soufre, effectuée sur des tissus mous ou les organismes entiers de l'ensemble des composants d'un réseau trophique, fournit un enregistrement intégratif et continu des interactions trophiques. L'écologie trophique de communautés de poissons appartenant à une vaste gamme d'écosystèmes a ainsi été étudiée : marins pélagiques (Sholto-Douglas *et al.*, 1991) ou benthiques côtiers (Sala et Ballesteros, 1997), récifaux (Thomas et Cahoon, 1993), estuariens (Street *et al.*, 1997), marais littoraux (Fry et Parker, 1979), lacustres (Estep et Vigg, 1985 ; Fry *et al.*, 1999) ou lotiques (Hamilton *et al.*, 1992 ; Forsberg *et al.*, 1993). En intégrant le message alimentaire assimilé sur une longue durée, les isotopes stables du carbone, de l'azote et du soufre, sont complémentaires des moyens classiques d'investigation de la place trophique, analyse du contenu stomacal ou observation directe du comportement alimentaire, qui représentent l'alimentation ingérée à court terme, juste avant la capture du poisson. D'autre part, le comportement différentiel des ressources alimentaires ingérées peut biaiser l'image donnée par les observations directes des régimes alimentaires. Les ressources les plus rapidement dégradées deviennent difficilement identifiables, leur importance risque donc d'être sous-évaluée alors que la contribution de chaque source est théoriquement détectable par l'approche isotopique. Cependant, pour être discriminantes les études isotopiques nécessitent que toutes les ressources alimentaires aient des signatures isotopiques bien contrastées, ce qui doit être vérifié pour chaque étude. Il faut également que la ressource alimentaire soit bien utilisée pour la croissance somatique, ce qui n'est pas toujours le cas en période hivernale d'arrêt de croissance ou en période de développement gonadique. Le plus souvent, le dosage combiné de plusieurs éléments se révèle le plus pertinent pour calculer les contributions relatives de chaque ressource. D'autre part, l'approche isotopique nécessite un nombre élevé d'analyses. En effet, le signal isotopique de chaque "catégorie" composant le réseau trophique doit être parfaitement connu. De plus, pour chaque "catégorie" plusieurs mesures doivent être effectuées pour prendre en compte la variabilité biologique inter-individuelle parfois forte (Dufour, 1999), ainsi que la variation spatiale ou temporelle à l'intérieur d'un écosystème qui peut dépasser plusieurs ‰ (Cabana et Rasmussen, 1994 ; Kline, 1999).

Appliquée aux études trophiques intra-populationnelles, l'approche isotopique permet d'appréhender la flexibilité alimentaire des individus. *Esox lucius* (Linné) est généralement considéré comme presque exclusivement piscivore à l'âge adulte. Les mesures de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ réalisées par Beaudoin *et al.* (1999) dans différents lacs canadiens remettent cette idée en cause. Les teneurs en isotopes stables révèlent que des individus d'un même lac peuvent

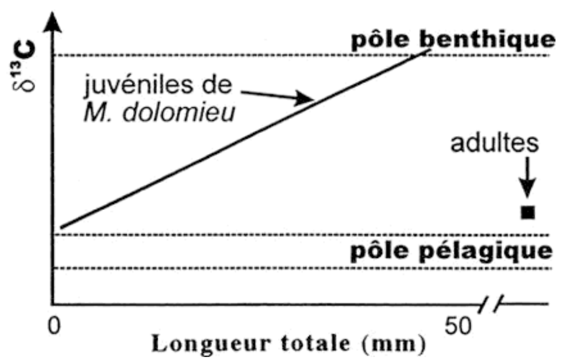


Fig. 1. - Application des isotopes stables à l'étude des changements alimentaires intervenant avec la croissance. Vander Zanden *et al.* (1998) ont étudié la position trophique des juvéniles et des adultes de l'espèce *Micropterus dolomieui* du lac Opeongo (Canada) par la mesure des teneurs isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$). Afin de définir l'importance des ressources benthiques et pélagiques selon l'âge, le $\delta^{13}C$ des juvéniles (ligne continue) et des adultes (carré noir) est comparé à celui d'invertébrés (lignes pointillées) qui servent à définir les valeurs des chaînes alimentaires benthique et pélagique de l'écosystème (Vander Zanden *et al.*, 1998). *[Use of stable isotopes to determine change in trophic level during growth. Carbon isotopic composition ($\delta^{13}C$) of adults and juveniles (age-0)* Micropterus dolomieui *from Lake Opeongo (Canada) are measured (Vander Zanden* et al.*, 1998). In order to determine the consumption of benthic and pelagic foods, juveniles (black line) and adults (black square) values are compared to those of invertebrates that were choosen to represent the benthic and pelagic food chains (indicated by dashed horizontal lines) (Vander Zanden* et al.*, 1998).]*

occuper jusqu'à deux niveaux trophiques. Le signal isotopique du muscle étant intégratif de l'alimentation sur une longue durée, les variations de position trophique ne sont pas liées à des aléas : les individus se spécialisent soit dans la consommation d'invertébrés, soit dans la consommation de poissons (Beaudoin *et al.*, 1999). Par l'analyse des teneurs en isotopes stables de l'azote, Hobson et Welch (1995) ont recherché les causes de la forte variabilité trophique inter-individuelle de *Salvelinus alpinus* (Linné), seule espèce de poisson du lac Char (Canada). Ils observent une augmentation du $\delta^{15}N$ avec l'âge des spécimens, qui n'est pas progressive mais se fait par paliers. Ces paliers mettent en évidence la séparation des poissons en trois écophases avec un cannibalisme partiel chez les individus de taille moyenne et un cannibalisme plus strict chez ceux de grande taille.

L'étude de la place trophique par les approches classiques peut se heurter à certaines limites. C'est le cas chez les très jeunes poissons, pour lesquels l'analyse des contenus stomacaux est matériellement difficile. Vander Zanden *et al.* (1998) ont contourné cette difficulté en utilisant le caractère discriminant du $\delta^{13}C$ quant à la distinction des ressources alimentaires benthiques et pélagiques (Tableau 1). Afin d'étudier le changement ontogénique d'alimentation des 0+ de *Micropterus dolomieui* (Lacepède) du lac Opeongo (Canada), ils ont d'abord déterminé localement les valeurs de $\delta^{13}C$ des pôles alimentaires benthique et pélagique dans l'écosystème en analysant des taxons (consommateurs primaires) indicateurs des deux types de chaînes alimentaires (Fig. 1). Le zooplancton et les lamellibranches unionidés, à $\delta^{13}C$ bas, représentent respectivement le pôle pélagique intégré à court terme (pour comparaison avec les poissons juvéniles), et à long terme (pour comparaison avec les poissons adultes). Des écrevisses, à $\delta^{13}C$ élevé, servent à définir le pôle benthique. Le bas $\delta^{13}C$ des *M. dolomieui* adultes démontre clairement la consommation de proies pélagiques, alors que les teneurs isotopiques des juvéniles sont très variables (Fig. 1). L'augmentation progressive

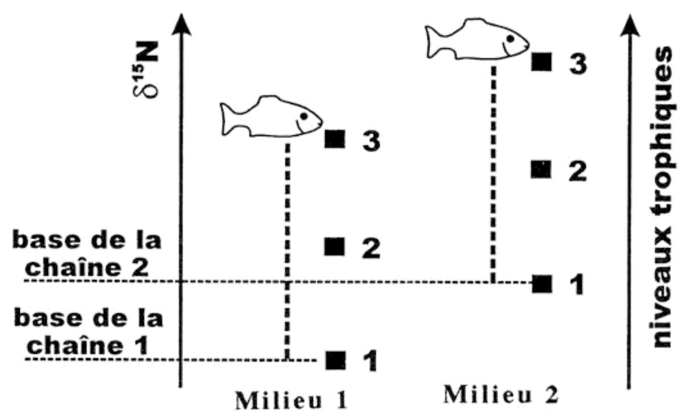


Fig. 2. Représentation schématique de deux écosystèmes qui possèdent des chaînes alimentaires de même longueur (chiffres à droite) mais dont les producteurs primaires ont des teneurs isotopiques différentes (lignes horizontales pointillées). La mesure brute des teneurs isotopiques en azote ($\delta^{15}N$) (carrés noirs) ne permet pas de comparer directement les positions trophiques (lignes verticales pointillées) occupées par les deux populations de poissons. *[Schematic representation of two ecosystems having food chains of same length (numbers) but with primary producers showing distinct isotopic compositions (dashed horizontal lines). Nitrogen isotopic composition ($\delta^{15}N$) alone can not be used for a direct comparison of fish populations trophic positions (dashed vertical lines).]*

du $\delta^{13}C$ avec la taille indique que l'alimentation des juvéniles change avec l'âge : d'abord basée sur un mélange benthique/pélagique, elle devient essentiellement benthique (Fig. 1).

Enfin, la comparaison des signaux isotopiques de différents écosystèmes entre eux permet de décrire les différences trophiques inter-populationnelles d'une même espèce. Les applications sont très nombreuses car beaucoup d'espèces de poissons adoptent une stratégie alimentaire opportuniste. Par cette approche, Beaudoin *et al.* (1999) ont pu examiner les effets de la diversité et de la composition des communautés ichtyennes sur la place trophique des populations d'*Esox lucius* lacustres. Vander Zanden *et al.* (1999) ont, quant à eux, évalué l'impact de l'introduction d'espèces exotiques sur l'abondance et la place trophique de *Salvelinus namaycush* (Walbaum), ainsi que sur les autres espèces des communautés ichtyennes. Aussi performantes qu'elles soient, les études de différentes chaînes alimentaires nécessitent des précautions, les teneurs en isotopes stables n'étant pas directement comparables. Les signaux isotopiques des producteurs primaires peuvent en effet fortement varier entre les écosystèmes et la mesure de $\delta^{15}N$ seule ne peut être considérée comme représentative de la position trophique (Fig. 2). Afin de contrer cet écueil apparent et de permettre les comparaisons inter-populationnelles, Cabana et Rasmussen (1996) proposent d'interpréter les valeurs des poissons des deux populations par rapport à celles d'un même organisme consommateur à durée de vie supérieure à l'année (ici, des lamellibranches unionidés). L'organisme choisi intègre les variations isotopiques temporelles de la production primaire et fournit la ligne de base isotopique moyenne dans chaque écosystème.

De nombreux cas de fortes variabilités des teneurs en polluants persistants (organochlorés, métaux lourds) sont observés au sein des communautés ou entre populations appartenant à différents écosystèmes. La contamination s'effectuant par l'alimentation, l'accumulation le long de la chaîne trophique est généralement évoquée pour expliquer ces fortes variations. Seule une méthode intégrant l'alimentation du poisson dans le temps permet de tester cette hypothèse. Kiriluk *et al.* (1995) ont ainsi comparé les interactions trophiques

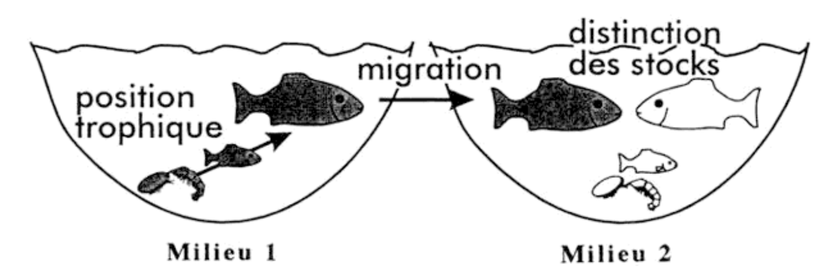


Fig. 3. – Application des isotopes stables du carbone, de l'azote et du soufre mesurés sur les spécimens entiers ou les tissus mous, aux études des migrations des poissons et à la séparation des stocks d'une même espèce. *[Application of carbon, nitrogen and sulfur stable isotope analysis of whole fish and soft tissues to the studies of fish migration and stock discrimination.]*

décrites par le $\delta^{15}N$ et les concentrations en organochlorés des organismes du lac Ontario (Canada). La forte corrélation entre les deux paramètres démontre clairement que la bioamplification le long de la chaîne alimentaire est le mécanisme responsable de la variabilité interspécifique des teneurs en polluants dans ce lac. L'opportunité offerte par les isotopes stables de mesurer et de comparer les places trophiques occupées par des populations de différents milieux a été mise à profit par Cabana et Rasmussen (1994) pour expliquer la très grande variabilité inter-populationnelle des teneurs en mercure de *Salvelinus namaycush* provenant de nombreux lacs canadiens.

Migrations, origine natale et distinction des stocks

La gestion de populations de poissons migrateurs nécessite d'identifier clairement les différentes populations qui constituent le stock géré. Les études génétiques ont beaucoup apporté, mais l'emploi des isotopes stables s'avère également très utile. La capacité des teneurs isotopiques des tissus des poissons à enregistrer la composition de la chaîne alimentaire à partir de laquelle s'est effectuée la croissance est utilisée pour retrouver a posteriori l'origine puis les déplacements du poisson (Fig. 3). Après avoir décrit le fonctionnement trophique de deux lacs, Hesslein *et al.* (1991) montrent que les $\delta^{34}S$ de certaines populations de *Coregonus clupeaformis* (Mitchill) et de *C. nasus* (Pallas) ne correspondent pas à celles des écosystèmes dans lesquels les poissons ont été pêchés ; ces populations sont donc migratrices. La distinction entre milieux marins et d'eau douce d'après la mesure du $\delta^{34}S$ (Tableau I) permet de préciser que dans ce cas *C. clupeaformis* est anadrome. À partir des signatures isotopiques enregistrées pendant la croissance il est donc possible de reconnaître des populations distinctes et de séparer les différents stocks d'une espèce (Fig. 3). L'application de l'outil isotopique à l'étude du comportement migratoire des poissons ou à la reconnaissance des stocks peut également reposer sur des différenciations isotopiques non naturelles de l'environnement. Les rejets urbains ou industriels en domaine littoral provoquent souvent des changements des $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$. En utilisant les différences entre sites pollués et non pollués, Spies *et al.* (1989) mettent en évidence les déplacements de l'espèce benthique *Citharichthys sordidus* (Girard) au niveau d'une zone côtière du Pacifique (USA), alors que Hansson *et al.* (1997) montrent qu'au sein d'espèces marines de la Mer Baltique les comportements migratoires peuvent varier avec l'âge.

Une autre voie pour retrouver l'origine et les déplacements des poissons est l'analyse des teneurs en isotopes stables des compartiments tissulaires qui enregistrent le signal de l'environnement aquatique. Des études complémentaires menées par Harrington *et al.* (1998)

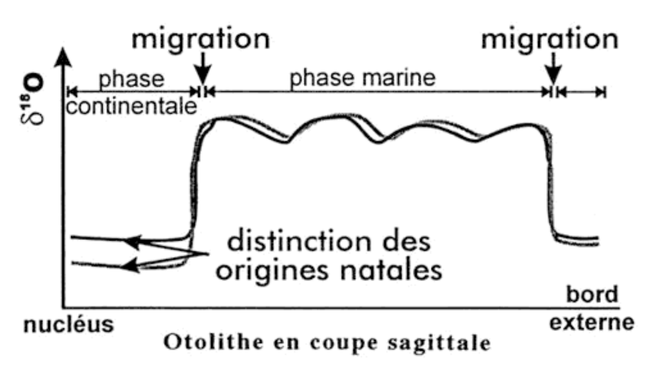


Fig. 4. – Schéma montrant les fluctuations intra-otolithaires des teneurs en isotopes stables de l'oxygène ($\delta^{18}O$) chez deux individus (en gris et noir) appartenant à une espèce migratrice. D'après les variations du $\delta^{18}O$, les poissons naissent et passent une première phase de leur vie en domaine continental, puis migrent en domaine marin, avant de revenir à la fin de leur vie en domaine continental. Outre le suivi à haute résolution des mouvements migratoires tout au long de l'existence des poissons, l'analyse isotopique séquentielle en $\delta^{18}O$ permet également de montrer que les deux individus ont débuté leur croissance dans des écosystèmes isotopiquement distincts, et ont donc des origines natales différentes. *[Intra-otolith fluctuations of oxygen isotopic composition ($\delta^{18}O$) of two individuals (grey and black lines) belonging to a migratory species. Changes in $\delta^{18}O$ show that fishes were born and first grew in freshwater environments, then migrated to marine ecosystems and then returned to the continental realm at the end of their life. Fish movements can be interpreted at high resolution. Isotopic values also show that the two fishes first grew into two different continental ecosystems, and therefore have different natal origins.]*

et Kennedy *et al.* (1997) ont cherché à déterminer l'origine natale de jeunes *Salmo salar* (Linné) provenant d'un vaste réseau hydrographique (Connecticut River, Etats-Unis). Pour cela, ils ont mesuré les variations locales en $\delta^{15}N$ et $\delta^{87}Sr$ et ont constaté que les différents affluents étaient isotopiquement distincts. Ces distinctions sont liées aux activités agricoles et aux rejets concomitants de nitrates pour le $\delta^{15}N$, et aux variations de substrat géologique au niveau des bassins versants pour le $\delta^{87}Sr$. L'origine natale des jeunes *S. salar* est reconnue par l'analyse du $\delta^{15}N$ musculaire combinée à celle du $\delta^{87}Sr$ des carbonates otolithaires et osseux. Les mesures isotopiques seront ensuite appliquées aux individus adultes revenant aux cours d'eau afin de déterminer quelles zones du réseau hydrographique sont les plus productives en smolts et expliquer les mécanismes de recrutement de ces populations. La mesure des teneurs en isotopes stables de l'oxygène qui sont discriminantes pour les eaux marines, douces et saumâtres (Tableau 1), peut, elle aussi, être utilisée pour déterminer l'origine des poissons. Analysé au niveau de l'otolithe, le $\delta^{18}O$ (en association avec la mesure du $\delta^{13}C$) a permis à Northcote *et al.* (1992) de séparer les très nombreux stocks anadromes et résidents de *Retropinna retropinna* (Richardson) d'un vaste réseau hydrographique de Nouvelle-Zélande.

Toutes les études exposées jusqu'à présent reposaient sur l'analyse d'échantillons représentant le compartiment tissulaire global. Les structures cristallines des poissons, comme les otolithes, possédant des marques pérennes qui conservent enregistrés l'âge et la chronologie des événements physiologiques et accidentels vécus par le poisson, offrent la possibilité de travailler à l'échelle intra-individuelle. La mise en relation des marques cristallines avec la mesure séquentielle des teneurs en isotopes stables permet de déterminer les différentes phases de croissance dans chacun des milieux fréquentés et leur chronologie. L'analyse séquentielle du $\delta^{18}O$ des otolithes des poissons anadromes détermine le moment du passage du milieu d'eau douce vers le milieu marin et le retour au milieu d'origine pour la reproduction (Fig. 4).

Les migrations anadromes de deux saumons, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) au Canada (Gao et Beamish, 1999) et *O. masou* (Brevoort) au Japon (Tsukamoto *et al.*, 1989) ont ainsi été étudiées. D'autre part, des distinctions du $\delta^{18}O$ à l'échelle locale peuvent également exister, notamment entre les cours d'eau en domaine continental. Il est donc possible de retrouver l'origine natale des individus et de distinguer les stocks d'une espèce par cette méthode (Fig. 4). Actuellement les mises au point technologiques progressent beaucoup quant à la réalisation de microéchantillons séquentiels sur les otolithes. L'analyse séquentielle en isotopes stables apparaît comme une alternative fiable aux méthodes d'étude des migrations par marquage-capture. Celles-ci nécessitent un travail sur le long terme alors que les mesures isotopiques sur des échantillons ponctuels dans le temps retracent l'ensemble de la durée du passé migratoire des poissons. Les isotopes stables sont d'autant plus performants qu'ils permettent d'accéder à très haute résolution aux paramètres écologiques, même dans le cas où le phénomène tracé est de durée relativement courte.

CONCLUSION

Les isotopes stables apparaissent complémentaires des méthodes classiques d'étude écologique sur les poissons et constituent des alternatives particulièrement pertinentes à ces méthodes lorsque les contraintes matérielles imposées par le milieu aquatique ou la taille des individus rendent ces dernières difficilement exploitables ou à mettre en oeuvre. L'apport des isotopes stables à l'élaboration de stratégies de gestion et de restauration des peuplements ichtyens est donc déterminant à une époque où la surexploitation des ressources est de plus en plus préoccupante. Si la majorité des études isotopiques actuelles portent sur le muscle ou le poisson entier, l'emploi des structures minéralisées, os, otolithes ou écailles, comme support de l'information écologique est encore limité mais très prometteur. Les études, démontrant la relation entre les signaux isotopiques des structures minéralisées et les paramètres trophiques (Schwarcz *et al.*, 1998), ouvrent la voie aux études à haute résolution de l'écologie trophique. Ces structures étant conservées en collection depuis de nombreuses années dans les instituts de pêche, il devient possible d'effectuer des suivis de l'évolution temporelle de l'environnement physico-chimique et trophique pour de nombreuses espèces halieutiques, même a posteriori (Wainright *et al.*, 1993). De plus, comme ces structures possèdent la capacité de se conserver dans le temps, l'écologie des espèces anciennes (Patterson, 1999) ou l'importance du poisson dans l'alimentation des humains anciens (Dufour *et al.*, 1999) peuvent également être reconstituées par l'analyse des fossiles.

Finalement, l'analyse des teneurs en isotopes stables par son approche intégrative ou non des interactions du poisson avec son environnement est un outil qui mérite d'être davantage associé aux études écologiques en Europe, comme cela a été développé avec succès en Amérique du Nord depuis deux décennies.

Remerciements. – Nous remercions Sylvain Duffaud pour son aide iconographique.

RÉFÉRENCES

BEAUDOIN C.P., TONN W.M., PREPAS E.E. & L.I. WASSENAAR, 1999. – Individual specialization and trophic adaptability of northern pike (*Esox lucius*): An isotope and dietary analysis. *Oecologia*, 120: 386-396.

BOSLEY K.L. & S.C. WAINRIGHT, 1999. Effects of preservatives and acidification on the stable isotope ratios (^{15}N:^{14}N, ^{13}C:^{12}C) of two species of marine animals. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56: 2481-2185.

CABANA G. & J.B. RASMUSSEN, 1994. Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature*, 372: 255-257.

CABANA G. & J.B. RASMUSSEN, 1996. Comparing aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 93: 10844-10847.

CAMPANA S.E. & J.D. NEILSON, 1985. Microstructure of fish otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 1014-1032.

CRAIG H., 1961. Standard for reporting concentrations of deuterium and oxygene-18 in natural waters. *Science*, 133: 1833-1834.

DENIRO M.J. & S. EPSTEIN, 1977. Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science*, 197: 261-263.

DENIRO M.J. & S. EPSTEIN, 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 42: 495-506.

DENIRO M.J. & S. EPSTEIN, 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 45: 341-351.

DUFOUR E., 1999. Implications paléoenvironnementales et paléoalimentaires des abondances isotopiques en carbone et azote des poissons téléostéens. Thèse de doctorat, 198 p. Paris: Univ. Pierre et Marie Curie.

DUFOUR E., BOCHERENS H. & A. MARIOTTI, 1999. Palaeodietary implications of isotopic variability in Eurasian lacustrine fish. *J. Archaeol. Sci.*, 26: 617-627.

ESTEP M.L.F. & S. VIGG, 1985. Stable carbon and nitrogen isotope tracers of trophic dynamics in natural populations and fisheries of the Lahontan lake system, Nevada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 1712-1719.

EPSTEIN S., BUCHSBAUM R., LOWENSTEIN H.A. & H.C. DREY, 1953. Revised carbonate-water isotopic temperature scale. *Bull. Geol. Soc. Am.*, 64: 1315-1326.

FORSBERG B.R., ARAUJO-LIMA C.A.R.M., MARTINELLI L.A., VICTORIA R.L. & J.A. BONASSI, 1993. Autotrophic carbon sources for fish of the Central Amazon. *Ecology*, 74: 643-652.

FRANCE R.L., 1995. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: Foodweb implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 124: 307-312.

FRY B., MUMFORD P.L., TAM F., FOX D.D., WARREN G.L., HAVENS K.E. & A.D. STEINMAN, 1999. Trophic position and individual feeding histories of fish from Lake Okeechobee, Florida. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56: 590-600.

FRY B. & P.L. PARKER, 1979. Animal diet in Texas seagrass meadows: $\delta^{13}C$ evidence for the importance of benthic plants. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 8: 499-509.

FRY B. & E.B. SHERR, 1984. $\delta^{13}C$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contrib. Mar. Sci.*, 27: 13-47.

GAO Y.W & R.J. BEAMISH, 1999. Isotopic composition of otoliths as a chemical tracer in population of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56: 2062-2068.

GRIFFITHS H., 1998. Stable Isotopes. Integration of biological, ecological and geochemical Processes. 438 p. Oxford: Bios Scientific Publishers Ltd.

HAMILTON S.K., LEWIS W.M. & S.J. SIPPEL, 1992. Energy sources for aquatic animals in the Orinoco River floodplain: evidence from stable isotopes. *Oecologia*, 89: 324-330.

HANSSON S., HOBBIE J.E., ELMGREN R., LARSSON U., FRY B. & S. JOHANSSON, 1997. The stable nitrogen isotope ratio as a marker of food-web interactions and fish migration. *Ecology*, 78: 2249-2257.

HARRINGTON R.R., KENNEDY B.P., CHAMBERLAIN C.P., BLUM J.D. & C.L. FOLT, 1998. ^{15}N enrichment in agricultural catchments: field patterns and applications to tracking Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Chem. Geol.*, 147: 281-294.

HESSLEIN R.H., CAPEL M.J., FOX D.E. & K.A.. HALLARD 1991. Stable isotopes of sulfur, carbon and nitrogen as indicators of trophic level and fish migration in the lower Mackenzie River Basin, Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48: 2258-2265.

HESSLEIN R.H., HALLARD K.A. & P. RAMLAL, 1993. Replacement of sulfur, carbon, and nitrogen in tissue of growing broad Whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by δ^{34}S, δ^{13}C, and δ^{15}N. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50: 2071-2076.

HOBSON K.A. & H.E. WELCH, 1995. Cannibalism and trophic structure in a high Arctic lake: insights from stable-isotope analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 52: 1195-1201.

KENNEDY B.P., FOLT C.L., BLUM J.D. & C. PAGE CHAMBERLAIN, 1997. Natural isotope markers in salmon. *Nature*, 387: 766-767.

KAPLAN I.R., EMERY K.O. & S.C. RITTENBERG, 1963. The distribution and isotopic abundance of sulfur in recent marine sediments off southern California. *Geochim. Cosmochim. Acta.*, 27: 297-331.

KIRILUK R.M., SERVOS M.R., WHITTLE D.M., CABANA G. & J.B. RASMUSSEN, 1995. Using ratios of stable nitrogen and carbon isotopes to characterize the biomagnification of DDE, mirex, and PCB in a Lake Ontario pelagic food web. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 52: 2660-2674.

KLINE T.C. Jr., 1999. Temporal and spatial variability of ^{13}C/^{12}C and ^{15}N/^{14}N in pelagic biota of Prince William Sound, Alaska. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56(Suppl. 1): 94-117.

KOCH P.L., HALLIDAY A.N., WALTER L.M., STEARLEY R.F., HUSTON T.J. & G.R. SMITH, 1992. Sr isotopic composition of hydroyapatite from recent and fossil salmon: The record of lifetime migration and diagenesis. *Earth Planet. Sci. Lett.*, 108: 277-287.

LAJTHA K. & R.H. MICHENER, 1994. Stable isotopes in Ecology and environmental Science. 316 p. Oxford: Blackwell scientific publications.

MINAGAWA M. & E. WADA, 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between δ^{15}N and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 48: 1135-1140.

NIER A.O., 1947. A mass spectrometer for isotope and gas analysis. *Rev. Sci. Instrum.*, 18: 398-411.

NORTHCOTE T.G., HENDY C.H., NELSON C.S. & J.A.T. BOUBEE, 1992. Tests for migratory history of the New Zealand common smelt (*Retropinna retropinna* (Richardson)) using otolith isotopic composition. *Ecol. Freshw. Fish*, 1: 61-72.

PARKER P.L., 1964. The biogeochemistry of the stable isotopes of carbon in a marine bay. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 28: 1155-1164.

PATTERSON W.P., 1999. Oldest isotopically characterized fish otoliths provide insight to Jurassic continental climate of Europe. *Ecology*, 27: 199-202.

PATTERSON W.P., SMITH G.R. & K.C. LOHMANN, 1993. Continental paleothermometry and seasonality using the isotopic composition of aragonitic otoliths of freshwater fishes. *In:* Climate Change in Continental isotopic Records (Swart P., Lohmann K., McKenzie J. & S. Savin, eds), pp. 191-202: American Geophysical Union Monographies.

PETERSON B.J. & B. FRY, 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 18: 293-320.

RICQLÈS de A., MEUNIER F.J., CASTANET J. & H. FRANCILLON-VIELLIOT, 1991. Comparative Microstructure of Bone. *In:* Bone (Hall B.K., ed.), pp. 1-78. Boca Raton: CRC press.

RUNDEL P.W., EHLERINGER J.R. & K.A. NAGY, 1989. Stable Carbon Isotopes in terrestrial Ecosystem Research. 525 p. New York: Springer-Verlag.

SALA E. & E. BALLESTEROS, 1997. Partitioning of space and food resources by three fish of the genus *Diplodus* (Sparidae) in a Mediterranean rocky infralittoral ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 152: 273-283.

SCHOENINGER M.J. & M.J. DENIRO, 1984. Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 48: 625-639.

SCHWARCZ H.P., GAO Y., CAMPANA S., BROWNE D., KNYF M. & U. BRAND, 1998. Stable carbon isotopes variations in otoliths of cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55: 1798-1806.

SHOLTO-DOUGLAS A.D., FIELD J.G., JAMES A.G. & N.J. VAN DER MERWE, 1991. ^{13}C/ ^{12}C and ^{15}N/^{14}N isotope ratios in the Southern Benguela ecosystem: Indicators of food web relationships among different size-classes of plankton and pelagic fish; differences between fish muscle and bone collagen tissues. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 78: 23-31.

SPIES R.B., KRUEGER H., IRELAND R. & D.W. RICE, Jr., 1989. – Stable isotope ratios and contaminant concentrations in a sewage-distorted food web. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 54: 157-170.

STREET G.T., MONTAGNA P.A. & P.L. PARKER, 1997. – Incorporation of brown tide into an estuarine food web. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 152: 67-78.

THOMAS C.J. & L.B. CAHOON, 1993. – Stable isotope analyses differentiate between different trophic pathways supporting rocky-reef fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 95: 19-24.

THORROLD S.R., CAMPANA S.E., JONES C.M. & P.K. SWART, 1997. – Factors determining $\delta^{13}C$ and $\delta^{18}O$ fractionation in aragonitic otoliths of marine fish. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 61: 2909-2919.

TSUKAMOTO K., SEKI Y., OBA T., OYA M. & M. IWAHASHI, 1989. – Application of otolith to migration study of salmonids. *Physiol. Ecol. Jpn.*, Spec., 1: 119-140.

VANDER ZANDEN M.J., CABANA G. & J.B. RASMUSSEN, 1997. – Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ($\delta^{15}N$) and literature dietary data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54: 1142-1158.

VANDER ZANDEN M.J., CASSELMAN J.M. & J.B. RASMUSSEN, 1999. – Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lake. *Nature*, 401: 464-467.

VANDER ZANDEN M.J., HULSHOF M., RIDGWAY M.S. & J.B. RASMUSSEN, 1998. – Application of stable isotope techniques to trophic studies of age-0 smallmouth bass. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 127: 729-739.

WAINRIGHT S.C., FOGARTY M.J., GREENFIELD R.C. & B. FRY, 1993. – Long term changes in the Georges Bank food web: Trends in stable isotopic compositions of fish scales. *Mar. Biol.*, 115: 481-493.

Reçu le 26.02.2001.
Accepté pour publication le 12.09.2001.